Pedobiologia, Bd. **14**, S. 324–338 (1974)

Aus de Eberswalde,
Akademie der Landwirtschaften der Deutschen Demokratischen Republik
(Direktor: Dr. V. KOEPKE)

Experimentelle Motivation systemökologischer Deutungen von zootischen Aggregationen im Boden

EKKEHARD VON TÖRNE

Mit einer Abbildung

0. Vorbemerkungen

Zootische Aggregationen sind zumeist vielfältige Ursachen einer unregelmäßigen Dispersion des Bodentierbesatzes, sie sind zugleich auch der Grund für eine gewöhnlich sehr hohe „Fehlerstreuung", derentwegen statistische Analysen der mühsam erarbeiteten Primärdaten zur Erfassung der Besatzdichte oder des Massenwechsels von Bodentieren oft erschwert oder nutzlos sind.

Da auch nach dem V. Internationalen Colloquium für Bodenzoologie (Prag, 17.–22. 9. 1973) und dem 2. Symposium über Apterygoten (Jevany, 24.–26. 9. 1973) keine Deutung des asoziativen oder soziativen Verhaltens von Bodentieren bekannt geworden sind, die über Hinweise auf Zusammenhänge von Aggregationen mit Merkmalen der abiotischen Umwelt hinausgehen, wurde eine vom Verfasser schon während des XIII. Internationalen Kongresses für Entomologie (Moskau, 2.–9. 8. 1968) vorgetragene Hypothese während der Tagung der Apterygoten-Spezialisten nochmals zur Diskussion gestellt. Das Interesse an diesem Problem gibt Anlaß, das nur theoretisch wesentlich erweiterte Vortragsmanuskript aus dem Jahre 1968 (von dem bisher nur eine kurze Zusammenfassung im Kongreßbericht veröffentlicht wurde, s. TÖRNE 1972) an dieser Stelle zu publizieren. Da die früher erarbeitete Übersicht über den Kenntnisstand zum allgemeinen Problem der zootischen Aggregationen im Boden sich nicht kurzfristig vervollständigen läßt und für den Zweck dieser Darstellung auch nicht notwendig ist, wurden Literaturzitate in der Einleitung auf jene Informationen beschränkt, die für die Motivierung der im Abschnitt 4.2./3. enthaltenen Hypothesen von Bedeutung sind.

1. Einleitung

Einen allgemeinen Überblick über das Problem der Aggregation von Collembolen und ausführliche Quellenangaben findet man bei CHRISTIANSEN (1964, 1970), USHER (1969), JOOSSE et al. (1970, 1971, 1974) und BUTCHER et al. (1971). Die hier gegebene Darstellung beschränkt sich auf nutritiv bedingte Aggregationen als Teilvorgänge in Ökosystemen.

Am Beispiel von Ergebnissen einiger Experimente mit Collembolen soll gezeigt werden, daß die schließlich gegebene umfassende Deutung von Aggregationsprozessen als raumzeitliche Ausschnitte aus Ökosystemen (Phagosystemen) die Ableitung von Arbeitshypothesen ermöglicht, die durch den bisherigen Kenntnisstand (s. zitierte Literatur) schon gut motiviert sind. Das dargestellte Problem hat zwei Seiten:

1. die Frage nach dem systemökologischen Verständnis der Aggregationen als notwendige Verhaltensweisen von Bodentieren und
2. die Frage nach der Bedeutung dieser Prozesse für den Stoffumsatz im Boden.

Zum systemökologischen Verständnis nutritiv bedingter zootischer Aggregationen tragen z. B. die sehr eingehenden mikrobiologischen Untersuchungen von SZABÓ et al. (1966, 1967, 1967a, b und 1969, zusammenfassende Darstellung in SZABÓ 1974) wesentlich bei. Diese Autoren haben die Intestinalflora von Larven der Art *Bibio marci* L., die Mikroflora der umgebenden Laubstreu und der Losung der Larven vergleichend analysiert. Die Darmflora dieser in sogenannten „Freßgemeinschaften" lebenden Larven erwies sich als eine von der Umwelt und vom Organismus geprägte Auslese von Mikroorganismen (vor allem von Bakterien) aus dem Lebensraum der Tiere. Die aber nur in geringer Zahl und nur mit wenigen

Arten im Darm vertretenen Aktinomyceten überwucherten bald nach der Defäkation die übrige Mikroflora in der Losung.

Auch BERGER (1972) konnte nach orientierenden Untersuchungen der Intestinalflora von Arthropoden gruppenspezifische und umweltbedingte Einflüsse feststellen. Außerdem bemerkte sie in Übereinstimmung mit SZABÓ et al.: „Potentielle Antibiotika bzw. Cystostatica bildende Mikroorganismen wurden [von der Verfasserin] vor allem aus Tieren mit reichbesiedeltem Darmtrakt isoliert, d. h. aus Allesfressern, Pflanzenfressern und relativ häufig auch aus Blütenbesuchern bzw. aus Bewohnern keimreicher Biotope, wie z. B. Humusbodenbewohnern und Kulturfolgern".

Aktinomyceten haben auch wir immer wieder bei Rotteversuchen feststellen können, in denen Versuchstierpopulationen nur sterile Zellulose als Nährsubstrat angeboten wurde. Diese Komponente der Intestinalflora ließ sich besonders nach Vorbehandlung der Versuchstiere mit Streptomycin-Sulfat leicht nachweisen (TÖRNE 1968).

Es gibt inzwischen zahlreiche Informationen über den Darminhalt von bodenbewohnenden Arthropoden, die jedoch über das Nahrungswahlverhalten im allgemeinen wenig Aufschluß geben, weil auf diesem Wege vor allem Ballaststoffe und weniger die verdaulichen Bestandteile der aufgenommenen Nahrung nachgewiesen werden. Außerdem wurde insbesondere für Collembolen gezeigt, daß zumeist fast die Hälfte des Tierbesatzes im Zusammenhang mit der Häutung leere Därme aufweist (THIBAUD 1968, DE WITH and JOOSSE 1971, ANDERSON and HEALEY 1972). Damit ist die Vermutung von CHRISTIANSEN (1964), nach der Tiere, die wenig Ballaststoffe in ihrer Nahrung aufnehmen, scheinbar leere Därme haben bzw. die Feststellung von BÖDVARSSON (1970, 1973), daß eudaphisch lebende Tiere in der Regel gefüllte Därme aufweisen, weder unrichtig noch nutzlos. Es sollte bei derartigen Untersuchungen jedoch nicht übersehen werden, daß sich die Frage nach spezifischer Nahrungswahl oder unterschiedloser Nahrungsaufnahme auf so einfache Weise nicht entscheiden läßt und daß die durchaus sinnvolle Unterscheidung von pedo- bzw. humiphagen, detritophagen und mikrophytophagen Tieren strenggenommen weder für ganze Tiergruppen noch Tierarten (oder auch nur für Populationen) gelten wird. Mit Übergängen ist in der Natur stets zu rechnen! Deshalb entsprechen so feine Unterscheidungen von Ernährungstypen, wie sie z. B. CHRISTIANSEN (1964) für Collembolen und LUXTON (1972) für Oribatiden vorgenommen haben, mehr dem Bedürfnis nach systematischer Übersicht über die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen als naturgegebenen Notwendigkeiten. Die Frage nach dem Nahrungswahlvermögen der Collembolen (und anderer Tiergruppen), die H. GISIN nach Beobachtung des saisonalen bzw. sukzessiven Massenwechsels wiederholt aufgeworfen hat (s. G. GISIN 1952, H. GISIN 1943—1966), wird anscheinend noch immer zu eng aufgefaßt. Ein Beispiel dafür sind die von HAYBACH (in: LOUB und HAYBACH 1967) geäußerten Bedenken: „Würden sich z. B. die Collembolen auf gewisse Mikroben spezialisiert haben, so könnten sie nicht im Winter, wo die Mikrobenmasse auf ein Minimum zurückgeht, Populationsmaxima ... entwickeln. Auch gewisse trockenresistente Kleintierarten könnten zu der Zeit der sommerlichen Dürre leicht in Verlegenheit kommen, wenn sie in ihrer Ernährung auf bestimmte Mikroben spezialisiert wären."

Auch ANDERSON and HEALEY (1972) bemerken zu diesem Problem: „Although detrivores probably show preferences with regard to the types of decaying organic matter they eat (degree of decomposition, nitrogen and microbial content, etc.) there is in general less evidence of food differentiation than in other groups; most invertebrate herbivores, for instance, show a far higher degree of food specialization and monophagy".

Liegt also die Wahrheit einfach in der Mitte zwischen den unterschiedlichen Auffassungen? Zur Entscheidung dieser Frage reichen unsere bisherigen Informationen sicher noch nicht aus.

Es gibt inzwischen schon umfangreiche publizierte Informationen über Fütterungsexperimente und Nahrungswahlversuche (s. Quellenangaben in LENZ 1968, SINGH 1969, BUTCHER et al. 1971 und MIGNOLET 1972) sowie über den Massenwechsel von Versuchstierpopulationen unter verschiedenen Fütterungsbedingungen, die zeigen, daß Collembolen (wie auch andere Bodentiere) vielerlei Nahrung annehmen und sich sowohl bei verschiedener

(VAIL 1965, SNIDER 1970, 1971) als auch bei gleichartiger Nahrung (SNIDER 1973) unterschiedlich intensiv reproduzieren. Wenn die Vermehrungsraten mit dem Eiweißgehalt oder anderen leicht erkennbaren Unterschieden der Futterqualität in Beziehung zu bringen sind, gibt es anscheinend keine Probleme der Deutung von Befunden. Für wesentlich unterschiedliche Vermehrungsraten bei annähernd gleicher Haltung der Versuchstierpopulationen glaubt SNIDER (1973) schon genetische Ursachen in Betracht ziehen zu müssen. Ohne Zweifel ist auch mit konstitutiven Unterschieden der Versuchstierpopulationen zu rechnen. Für unsere Problemstellung naheliegender ist es, Verschiedenheiten der Disposition in Betracht zu ziehen. Es läßt sich erfahrungsgemäß unschwer zeigen (vgl. TÖRNE 1961, 1967b, 1968), daß die Disposition auch einheitlicher Versuchstierpopulationen durch substantielle oder mikrobielle Variation des Futters bzw. des Grundsubstrates (oder auch durch zwischenzeitliche Variation der hygrothermischen Kulturbedingungen) erheblich verändert werden kann. Der Grund für diese Variabilität der Reaktionsnormen ist einfach darin zu suchen, daß die Tiere jedenfalls (auch unter extrem vereinfachten Modellbedingungen) nicht nur als Individuen ihrer Art, sondern notwendigerweise zugleich auch als Elemente eines Ökosystems reagieren. Wie auch die in Abschn. 3 dargestellten Versuchsergebnisse erkennen lassen, sollten diese Dispositionsunterschiede, die sich z. T. nur auf Grund einer genauen Kenntnis der Einfügung der Tiere in den auch hygrothermisch regulierten Enzym-Substrat-Komplex erklären ließen, künftig mehr Beachtung finden. Dazu gehört jedoch eine geeignete Versuchsanstellung, wenn man nutzbare Informationen über Zusammenhänge von Konkurrenz, Stress und Reproduktion gewinnen will (vgl. dazu GREEN 1964, CHRISTIANSEN 1967).

Die von CASSAGNAU (1961) gegebene Einschätzung ist wahrscheinlich richtig, nach der die Tiere angesichts eines vielfältigen Nahrungsangebotes in der Natur eine andere Nahrungswahl treffen als in Alternativversuchen im Laborexperiment. PETERSEN (1971) hat in diesem Sinne aus den sich widersprechenden Auffassungen folgende einfache Hypothese abgeleitet: „The apparently contradictory conclusions from the gut content investigation and the preference-experiments may be combined in the hypothesis that the preference behaviour is acting on the food items present at a specific time in the immediate vincinity of the animals, and that the duration of the stay of an animal in a certain place is governed by the quantity and the quality of the available food."

Da die Tiere (Collembolen) über ein hochentwickeltes Witterungsvermögen verfügen (TÖRNE 1964b), erscheint bei Annahme der obengenannten Bedingungen eine unterschiedslose Nahrungsaufnahme unwahrscheinlich. Wenn im Versuch scheinbar gleiche Populationen auf scheinbar gleiche Nahrungsangebote nicht gleichsinnig reagieren, dann erklärt sich ein solches Resultat vor allem aus den tatsächlichen und schwererfaßbaren Ungleichheiten der Versuchsbedingungen, die auch bei sehr exakter Arbeitsweise praktisch nicht vollkommen zu egalisieren sind. Der Verfasser ist auf Grund jahrelanger Erfahrungen zu dem Schluß gekommen, daß die Schwierigkeit des Nachweises der Nahrungswahl in der systemischen Natur der Sache liegt. Um diese Einschätzung zu verdeutlichen, sollen einige allgemeine Erfahrungen kurz dargestellt werden:

Ausgehend von den Besiedlungsexperimenten G. GISINS (1952) hat der Verfasser in den Jahren 1957—1965 zahlreiche Substratwahlversuche durchgeführt; zunächst um Strohrotteexperimente (TÖRNE 1964a) experimentell zu motivieren und schließlich um nach Möglichkeiten zu suchen, Versuchstierpopulationen als Indikatoren für substantielle bzw. mikrobielle Eigenschaften von Substrat- bzw. Bodenproben verwenden zu können (s. TÖRNE 1964). Diese Versuche wurden anfangs mit tierfrei gemachten Strohkompostproben durchgeführt, die auf ein natürlich besiedeltes Substrat (Strohkompost) zur Besiedlung ausgesetzt wurden. Bei diesen Besiedlungsversuchen ließen sich in der Regel statistisch signifikante qualitative und quantitative Unterschiede des eingewanderten Tierbesatzes nachweisen. Die experimentelle Besiedlung der (bei 25 °C) durch Austrocknung tierfrei gemachten und wiederbefeuchteten Substratproben ließ jedoch keine gesetzmäßigen Beziehungen zum vorherigen natürlichen Besatz des gleichen Substrates erkennen und entsprach in der Regel auch nicht den Proportionen im Besiedlungssubstrat. Die erzielten Informationen waren aber für den

beabsichtigten Zweck nicht nutzbar (vgl. dagegen MÜLLER 1959). Die Versuche wurden dann modellartiger gestaltet (TÖRNE 1963a, b) bis schließlich den einheitlich gehaltenen, monotypischen und ausschließlich adulten Versuchstierpopulationen in Alternativexperimenten substantiell und mikrobiell sehr genau bestimmte Köder zur Wahl angeboten wurden (TÖRNE 1964b).

Als Versuchsgefäße dienten schließlich (um die Streuungsursachen stark einzuengen) sterile, hochgereinigte Gefäße aus Glas, deren Boden aus gesintertem Glas bestand, das mit Aqua dest. feucht gehalten wurde. Es wurden jeweils mindest 10 Parallelversuche mit Gemischen aus verschiedenen aber gleichartigen (monotypischen) Populationen (hauptsächlich *Folsomia candida*, *Sinella coeca* oder *Heteromurus nitidus*) angesetzt. Geprüft wurden hauptsächlich folgende Alternativen: Steriler Nährboden gegen mikrobiell bewachsenen Nährboden; Stamm A gegen Stamm B (verschiedene Stämme der gleichen Art oder verschiedener Arten auf jeweils gleichen Nährböden unter gleichen Bedingungen inkubiert); Stamm A1 gegen Stamm A2 (gleiche Stämme auf verschiedenen Nährböden oder gleiche Stämme bei verschiedener Temperatur gleich lange bzw. bei gleicher Temperatur verschieden lange inkubiert). Als Köder dienten vor allem Reinkulturen von Saccharomyceten, Actinomyceten (der Gattung *Streptomyces*) und Fungi.

Zusammenfassend läßt sich zu den Ergebnissen einer großen Zahl von Versuchen folgendes feststellen: Populationen verschiedener Arten reagieren bei parallel angesetzten gleichen Versuchen in der Regel signifikant unterschiedlich. Auch Populationen gleicher Arten reagieren bei gleichen Versuchen zu verschiedener Zeit (also wenn inzwischen die Disposition der Tiere sich verändert hat) nicht selten unterschiedlich. Geringfügige substantielle Unterschiede von mikrobiell bewachsenen Nährböden werden (wahrscheinlich infolge der Variation der mikrobiellen Prozesse) in der Regel deutlich wahrgenommen. Bei gleichen Stämmen werden unterschiedliche Prozeßintensitäten (infolge Inkubation bei verschiedener Temperatur oder verschiedener Inkubationsdauer) zumeist deutlich unterschieden. Die Attraktivität von Mikrobenkulturen wechselt mit der Intensität der Lebensprozesse. Die Haltungsbedingungen (insbesondere die Fütterung) der Versuchstierpopulationen haben auf das Wahlverhalten der Tiere einen maßgeblichen Einfluß. Eine Egalisierung der Disposition von Versuchstierpopulationen war selbst für kürzere Zeitabschnitte (wenige Wochen) nicht möglich. Da auch feinste Unterschiede (z. B. Unterschiede zwischen gleichartigen Stämmen verschiedener Herkunft) percipiert wurden, ist mit einer unterschiedslosen Nahrungsaufnahme der Tiere nicht zu rechnen. Bestimmte, von Meßwerten ableitbare Regeln des Nahrungswahlverhaltens ließen sich nicht erkennen.

Das Wahlverhalten der Tiere stimmt mit den nutritiven Eigenschaften der aufgenommenen Substanzen nicht notwendigerweise überein, sondern wird allein durch percipierbare chemische Reize bestimmt (MÜLLER und BEYER 1965, PALISSA 1967). Inwieweit das Nahrungswahlverhalten also zu einer für die Erhaltung der Art günstigen Ernährung beitragen kann, läßt sich z. Z. noch nicht abschätzen. Wahrscheinlich aber wird in engumgrenzten Lebensbereichen durch gleiche Reaktionen auf ein annähernd gleiches Informationsgefüge ein soziatives Verhalten gleichartiger Populationen gefördert. Aus dieser Sicht erscheint es jedenfalls richtig, den Terminus Aggregationen im weitesten Sinne zu verwenden und einen schärferen Sprachgebrauch zu vermeiden (JANETSCHEK, 1949, hat für asoziative Ansammlungen von Tieren den Terminus „Konglobation" vorgeschlagen).

Möglicherweise werden künftige, im Freiland durchgeführte Experimente mit radioaktiven Substanzen bzw. mit markierten Mikrobenkulturen (s. COLEMAN 1970, 1971) die vielen noch offenen Probleme schneller lösen helfen. Aber derartige Experimente, auch biochemische Untersuchungen (s. z. B. ZINKLER 1971), sollten möglichst auf der Grundlage von schon gut motivierten Arbeitshypothesen durchgeführt werden.

Weitere wichtige Hinweise für unsere Problemstellung ergeben sich aus der Zuchterfahrung, nach der ein günstiges Verhältnis von umsetzbarer organischer Substanz und Besatzdichte gewährleistet werden (TÖRNE 1965, 1968; BOURGEOIS 1972) oder die angebotene Nahrung kurzfristig gewechselt werden muß, weil Pilze sonst zum Schaden der Tierkultur überhand nehmen. Daraus ergibt sich, daß die Tiere auch in ihrem engeren natürlichen Lebensbereich die mikrobiellen Prozesse beherrschen müssen, um existieren zu können. Derartige Erfahrungen lassen z. B. auch die von VAN DER KRAAN (1971) gegebene Deutung

einer Beobachtung von Aggregationen der Art *Hypogastrura viatica* im Freiland motiviert erscheinen: „The form of those clusters often corresponds with discolorations of the soil, which indicate a distict microflora at that place.“

Für unser Problem ist ebenfalls die Feststellung von JOOSSE (1966, 1970) von Interesse, daß besonders sich häutende Tiere von *Anurida maritima* und *Hypogastrura viatica* in Aggregationen gefunden wurden. JOOSSE führt diese Phänomene zwar hauptsächlich auf die Austrocknungsempfindlichkeit der sich häutenden Tiere zurück und sieht in der Ansammlung an feuchteren Stellen den Überlebenswert des Aggregationsmechanismus bestätigt. Derartige Phänomene können aber auch zwei gänzlich andere Erklärungen finden: Zieht man nämlich in Betracht, daß die sich häutenden Tiere keine Nahrung zu sich nehmen (JOOSSE 1971) und daß generativ sich fortpflanzende weibliche Tiere die Spermien bevorzugt unmittelbar nach der Häutung aufnehmen (wie WALDORF 1973 an Kulturen von *Sinella curviseta* nachweisen konnte), dann kann die Aggregation den sich häutenden Tieren sowohl einen Schutz vor einem widrigen mikrobiellen Milieu bieten (vor Pilzen schützen) als auch die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung erhöhen (JOOSSE 1970).

Abschließend ist zum ersten Teilproblem noch zu bemerken, daß über eine übereinstimmende Prägung von Ernährungs- und Fortpflanzungsverhalten bisher noch keine Informationen vorliegen, obwohl derartige enge Beziehungen für diesen Lebensbereich besonders einleuchtend erscheinen. Über die materiellen Ursachen des Massenwechsels ist fast nichts bekannt (wenn man von der Feststellung so einfacher Beziehungen zwischen Eiweißgehalt im Versuch gebotener Nahrung und Eiproduktion absieht). Die von H. GISIN gestellte Grundfrage nach den Ursachen der Aspektfolgen und Sukzessionen und der Möglichkeit einer funktionellen Isolierung von nahe verwandten Populationen im gleichen Lebensraum durch verschiedene Nahrungsansprüche ist noch immer ungeklärt.

Zootische Aggregationen als Teile von Ökosystemen stehen notwendigerweise in Wechselwirkung zu metabolischen Prozessen. Unter diesem Aspekt wird man der Feststellung von HEALEY and RUSSEL-SMITH (1971) zustimmen: „The role of a group of animals in soil processes cannot be judged from estimates of numerical abundance but only from an assessment of their contribution to energy flow.“ Allerdings darf dabei nicht nur der direkte zootische Beitrag zum Energiefluß in Betracht gezogen werden (wie es die genannten Autoren anscheinend tun). Die direkte Beteiligung der Tiere am Energieumsatz ist nämlich (wie z. B. auch sehr detaillierte vergleichende Respirationsmessungen an verschiedenen Organismengruppen von REICHLE et al. (1974), Mikrorespirationsmessungen von MITCHEL (1974) bzw. kalorische Messungen an Oribatiden von WALLWORK (1974) zeigten] verhältnismäßig gering (s. a. MACFADYEN 1963)[1]). Aufwendige bodenzoologische Untersuchungen würden sich überhaupt nicht lohnen, wäre die Funktion der Tiere im Ökosystem nicht anders einzuschätzen. So gesehen entbehrt es nicht einer beachtenswerten Konsequenz, wenn ZACHARIAE (1963, 1964, 1967a) einer unzureichend motivierten Euphorie vieler Bodenzoologen mit nüchterner Skepsis begegnet. Wenn wir jedoch von der allgemeinen Einsicht ausgehen, daß die Einheit von Strukturen und Funktionen für alle Lebensprozesse (also auch für metabolische Prozesse) kennzeichnend ist, wird man die raumzeitliche Ordnung, die auch an den Phänomenen des Tierbesatzes erkennbar wird, nicht gering schätzen (s. a. BURGES 1963, Diskussionsbemerkung). Aus dieser Sicht scheint die von MACFADYEN (1968) vertretene Grundauffassung in bezug auf die Bedeutung der Tiere durchaus nützlich, die BUTCHER et al. (1971) so formulierte: „Their significance should not be discounted, however, since they may exercise indirect effects through stimulation of microbial activity, spore distribution, inhibition of mycostasis and bacteriostasis, and encouragement of microbial growth as consequence of grazing on senescent colonies.“

Die von MACFADYEN (1963, 1968 und MIGNOLET 1972) gewählte Bezeichnung „katalytische Effekte“ für die zootischen Einflüsse auf den Metabolismus ist jedoch mißverständlich. Ohne Zweifel aber sind die zootischen Prozesse im wesentlichen wegen ihres Einflusses auf die katalytische Effektivität der (hauptsächlich mikrobiogenen) Enzyme für den Stoffumsatz

1) Auch durch neuere Untersuchungen an Collembolen (PETERSEN) bzw. an Oribatiden (LUXTON) wird das bestädigt [s. Pedobiologia **15** (1975)].

von Bedeutung. Im Zusammenhang mit dem Enzym-Substrat-Komplex verdienen modelltheoretische Überlegungen von KLEINHEMPEL, FREYTAG und STEINBRENNER (1971) sowie Beiträge zur Theorie des Huminstoffzustandes von KLEINHEMPEL (1970, 1971) besonderes Interesse, obgleich mögliche zootische Einwirkungen dabei nicht berücksichtigt wurden. Für die Untersuchung nicht beackerter Böden ist es vor allem wichtig, die funktionelle Feinschichtung der obersten Horizonte sorgfältig zu beachten, weil durch eine stereotype Entnahme von Proben mit Schichtmächtigkeiten von 5 und 10 cm wesentliche qualitative und quantitative Unterschiede weitgehend verwischt werden. BABEL (1972) z. B. hat an Hand von Untersuchungen einiger Moderprofile sehr eindringlich gezeigt, wie notwendig feinere Unterscheidungen sind und wieviel nutzbare Informationen sich aus einer sorgfältigen und vielseitigen Profilanalyse gewinnen lassen.

Die Möglichkeit, mit Hilfe von mikromorphologischen Methoden auch Informationen über die Verteilung von Tieren im Boden zu erhalten, wird von ZACHARIAE (1967b) in seinem sehr nützlichen Überblick über den Einsatz mikromorphologischer Methoden bei bodenzoologischen Arbeiten bezweifelt. ANDERSON (1971) und ANDERSON and HEALEY (1970, 1972) konnten allerdings zeigen, daß die Verteilung von Oribatiden im F-Horizont eines Kastanienwaldes eine Feinschichtung mit Unterschieden im Millimeterbereich aufwiesen. In diesem Sinne sind auch einige Mitteilungen über erste Untersuchungsergebnisse vom Solling-Projekt (ELLENBERG 1971) sehr eindrucksvoll, in denen MEYER und GÖTTSCHE über die Wurzelverteilung, GNITTKE, KUNZE und STREUBING über die mikrobielle Transformation von organischen Substanzen im Boden und RUNGE über Gehalt und Produktion von mineralischem Stickstoff im Boden berichten. Auch bei diesen Untersuchungen wurde die funktionelle Feinschichtung der oberen Bodenhorizonte deutlich.

Aus allem ergibt sich, daß schon die gezielte Probenentnahme brauchbare Arbeitshypothesen über mögliche funktionelle Zusammenhänge zwischen der Distribution der Tiere und ihren Lebensbedingungen im Boden voraussetzt. ANDERSON and HEALEY (1972) und ANDERSON (1974) haben dazu nützliche Beiträge geliefert. Auch die in Abschn. 4.2. dargestellten Arbeitshypothesen mögen in diesem Sinne als Anregung für weitere Untersuchungen verstanden werden.

2. Material und Methoden

Die Versuche wurden mit monotypischen Laboratoriumskulturen (s. TÖRNE 1966b) von Collembolen der Arten *Hypogastrura bengtssoni* (ÅGREN), *Proisotoma minuta* (TULLBERG), *Folsomia candida* (WILLEM) und *Sinella coeca* (SCHÖTT) durchgeführt. Der Gebrauch dieser Namen stimmt mit H. GISIN (1960) überein. Um ein möglichst einheitliches Material zu gewinnen, wurden für die Versuche jeweils nur adulte Tiere ausgesiebt. Außerdem wurden die aus verschiedenen Zuchtgefäßen stammenden Tiermaterialien sorgfältig miteinander gemischt.

Die lebenden wie die nach Versuchsbeginn getöteten und fixierten Tiermaterialien wurden mit Hilfe von Zählpipetten gezählt (TÖRNE 1964a). Für die Gewinnung der Tiere aus den Versuchsgefäßen wurde ein Flotationsverfahren angewandt (TÖRNE 1967). Über die Versuchsanlage der in Abschn. 3.1.—3.3. genannten Versuche orientiert im wesentlichen die Abb. 1 in Verbindung mit den in diesen Abschnitten gegebenen Erläuterungen. Die Zelluloseschildchen wurden aus Filterkarton mit einem Flächengewicht von 300 g/m² geschnitten. Der verwendete Quarzsand bestand zu 4 Teilen aus Mittelsand (0,6—0,2 mm) und einem Teil aus Feinsand (0,2—0,06 mm). Die Versuchsanlage der in Abschnitt 3.4. genannten Versuche Rol 197/8 entsprach dem schon eingehend beschriebenen Verfahren für Rotteversuche (TÖRNE 1965). Die Versuchsgefäße wurden allerdings nicht (wie dort beschrieben) mit Gipsdeckeln, sondern mit Wattehauben abgedeckt. Die Nährlösung nach BORTELS (1956) wurde mit Leitungswasser angesetzt. Die als „Siebkammern“ bezeichneten Versuchsgefäße wurden aus Polystyrol-Filmdöschen (∅ 32 mm, Höhe 40 mm) hergestellt. Dazu wurden in Böden und Deckel der Döschen große, kreisrunde Öffnungen geschnitten (∅ 20 mm), die dann mit einem Kunstfaser-Feinstgewebe verschlossen wurden. Auf diese Weise war eine ausreichende Belüftung der „Siebkammern“ gewährleistet.

Für die statistische Prüfung der Gleichheit oder Verschiedenheit der Ereignisreihen wurde der nonparametrische U-Test nach MANN and WHITNEY (dargestellt und zitiert in WEBER 1961; neuere Aufl. 1972) verwendet. Zur Prüfung der Hypothese der Gleichheit (H_0) bzw. der Verschiedenheit (H_1) der Ereignisreihen wurde ein zweiseitiger Test durchgeführt. Danach ist $H_3 : \{ p\ (a > b) \neq {}^1/_2 \}$. Für die Beurteilung von U wurden Tafelwerte herangezogen. Vorgegeben waren Irrtumswahrscheinlichkeiten von 0,002 (++++), 0,02 (+++), 0,050 (++) und 0,10 (+) %.

3. Versuche und Befunde

3.1. Versuch mit verschiedenen Mengen von Zellulosepulver und gleichem Anfangsbesatz

Versuchsanlage: 3 Varianten (**a** = 100, **b** = 300 und **c** = 900 mg Zellulosepulver pro Versuchsgefäß), 10 Parallelen (10 Versuchsgefäße mit je 50 adulten Exemplaren von *Folsomia candida* als Anfangsbesatz), 30 Proben (Anfangsbesatz : Endbesatz = 1500: 85150 Ex.). Siebkammern als Versuchsgefäße, mit sterilem Kies (Fraktion 1,5–2,5 mm ⌀) gefüllt, Portionen von trockenem Zellulosepulver in jedes Gefäß separat eingemischt. Substrat mit tierfreier Suspension aus Sand-Graugley-Material vom Ap-Horizont eines Roggenschlages beimpft; Impfsuspensionen mit Nährlösung nach BORTELS (1956) angesetzt. Versuchsgefäße 7 Wochen in geschlossenen Glasgefäßen (über Wasser) bei etwa 21 °C aufbewahrt.

Ergebnisse ($\bar{x}$ = Mittlere Besatzdichte in den Versuchsgefäßen der einzelnen Varianten):

Kul 23	$\bar{x}_a$ 2813	$\bar{x}_b$ 3708
$\bar{x}_c$ 1994	819 +	1714 ++++
$\bar{x}_a$ 2813		875 ++

Mittlere Vermehrungsraten (als Quotient von Endbesatz/Anfangsbesatz): a) 56,3; b) 74,2; c) 39,9

Unter den gegebenen Versuchsbedingungen hat sich also die Variante **b** signifikant als optimal erwiesen. Zuviel Substanz (**c**) erwies sich als ungünstig, weil die Tiere vermutlich ihr mikrobielles Milieu nicht hinreichend beherrschen konnten.

3.2. Versuche mit gleichen Zellulosemengen, verschiedener Dispersion und verschieden dichtem Anfangsbesatz

Versuchsanlage: Zellulose feindispers, in Pulverform (Kul 24) bzw. grobdispers, in Form von gestanzten Filterpapier-Blättchen mit einem Durchmesser von 5 mm (Kul 25) dargeboten. 3 Varianten (**a** = 50, **b** = 150, **c** = 450 adulte Exemplare von *Folsomia candida* als Anfangsbesatz), 10 Parallelen (10 Versuchsgefäße mit je 1000 mg Zellulose, grob- bzw. feindispers), 30 Proben (Anfangsbesatz: Endbesatz 6500: 36650 bzw. 6500: 49660 Ex.). Alles übrige wie bei 3.1.

Ergebnisse:

(Zellulose grobdispers)

Kul 24	$\bar{x}_a$ 1016	$\bar{x}_b$ 1829
$\bar{x}_c$ 820	196	1009++++
$\bar{x}_a$ 1016		813+

(Zellulose feindispers)

Kul 25	$\bar{x}_b$ 914	$\bar{x}_c$ 3824
$\bar{x}_c$ 228	686+	3596++++
$\bar{x}_b$ 914		2910++++

Mittlere Vermehrungsraten: a) 20,3; b) 12,6; c) 1,8. — a) 4,6; b) 6,1; c) 8,5.

Bei grobdisperser Verteilung des Nährsubstrates erwies sich der Anfangsbesatz von 150 Ex. als optimal, 50 Tiere als Anfangsbesatz reichten anscheinend für die Beherrschung des mikrobiellen Milieus nicht aus, 450 Tiere als Anfangsbesatz fanden vermutlich keine ausreichenden Ernährungsbedingungen für eine stärkere Vermehrung.

Bei feindisperser Verteilung des Nährsubstrates nahmen die Vermehrungsraten erwartungsgemäß mit der Größe des Anfangsbesatzes zu. Die Annahme scheint also berechtigt, daß die Relationen von Besatzdichte und wirksamer Konzentration mikrobiell aufschließbarer Substanz die Existenz und den Massenwechsel von detrito- bzw. mikrophytophagen Tieren entscheidend beeinflussen. Die Wirkung der Konzentration der Nährsubstanz wird ohne Zweifel sowohl von der Menge pro Raumeinheit als auch von der Dispersion und der

Qualität sowie den übrigen abiotischen und biotischen Transformationsbedingungen funktionell bestimmt.

3.3. Versuche mit ungeteilten bzw. geteilten Filterkartonschildchen und gleich dichtem Anfangsbesatz

Versuchsanlage (Kul 19): 3 Varianten (**a** = ungeteiltes Schildchen, 4 cm², **b** = 4fach geteiltes Schildchen, 16 cm², **c** = ungeteiltes Schildchen, 16 cm²), 10 Parallelen (10 Versuchsgefäße mit einem Anfangsbesatz von je 65 adulten Exemplaren von *Hypogastrura bengtssoni*), 30 Proben (Anfangsbesatz : Endbesatz = 1500 : 11500 Ex.).

Versuchsanlage (Kul 26): 3 Varianten (**a** = ohne Schildchen, **b** = 9fach geteiltes Schildchen von 9 cm², **c** = ungeteiltes Schildchen von 9 cm²), 10 Parallelen (10 Versuchsgefäße mit einem Anfangsbesatz von je 50 adulten Exemplaren von *Folsomia candida*), 30 Proben (Anfangsbesatz: Endbesatz = 1500: 212720 Ex.). Weitere Einzelheiten der Versuchsanlage sind aus Abb. 1 zu ersehen. Die als Versuchsgefäße verwendeten Schraubgläser (Vol. 750 ml) waren mit dichtschließenden, aber luftdurchlässigen Deckeln versehen. Die 20 mm hohe Grundschicht aus gewaschenem Kies (Fraktion von 1,5–2,5 mm ⌀) war anfangs steril und wurde während des Versuches feucht gehalten. Die auf dem Boden von Siebringen befindlichen Schildchen wurden mit gewaschenem und sterilem Quarzsand überschichtet und mit Nährlösung nach Bortels (1956) getränkt. Dazu wurden die Siebringe (⌀ 56 mm) in ein Gefäß gestellt, das am Grunde mit Nährlösung gefüllt war. Der trocken auf die Schildchen geschüttete Sand sättigte sich sofort während der Füllung der Siebringe. Der Abstand der geteilten Schildchen betrug im Versuch Kul 19 je 1 mm und im Versuch Kul 26 je 2,5 mm. Versuchsdauer bei etwa 21 °C 8 Wochen.

Ergebnisse:

(*Hypogastrura bengtssoni*)

Kul 19	$\bar{x}_b$ 367	$\bar{x}_c$ 534
$\bar{x}_a$ 249	<u>118</u>	285+
$\bar{x}_b$ 367		167+

(*Folsomia candida*)

Kul 26	$\bar{x}_b$ 7655	$\bar{x}_c$ 11940
$\bar{x}_a$ 1677	5988++++	10263++++
$\bar{x}_b$ 7655		4285+

Mittlere Vermehrungsraten:

a) 3,8 b) 5,6 c) 8,2 a) 33,5 b) 153,1 c) 238,8

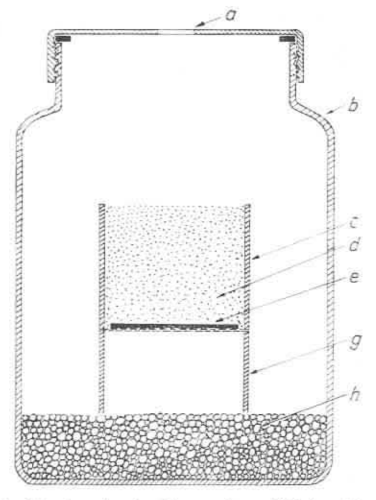


Abb. 1. Schematischer Längsschnitt durch ein Versuchsgefäß (s. Abschn. 3.3.). Longitudinal section through a culture jar (see chapt. 3.3.).
(a) Schraubdeckel mit Belüftungsöffnung, Öffnung mit Feingewebe abgedichtet. Screw cap, apature for air supply, closed with tissue; (b) Schraubglas. Screw glass; (c) PVC-Rohrabschnitt mit Boden aus PVC-Gewebe (Siebring), Maschenweite des Gewebes 1 mm. PVC-tube with PVC-tissue at the bottom; (d) Quarzsand mit Nährlösung getränkt. Quartz-sand saturated with culture solution; (e) Filterkarton-Schildchen. Filter paper card; (g) PVC-Rohrabschnitt. PVC-tube; (h) Befeuchteter Kies. Wetted gravel.

Im Versuch mit *Hypogastrura bengtssoni* (Kul 19) wirkte sich das Nahrungsangebot in der Variante **b** (im Vergleich zur Variante **a**) nicht günstiger aus, weil die Teilung des vierfach größeren Schildchens vermutlich die Beherrschung des mikrobiellen Milieus relativ erschwerte. Die Folgerichtigkeit dieser Annahme beweist das Ergebnis aus der Variante **c**, mit der höchsten Vermehrungsrate. Das größere und ungeteilte Schildchen bot anscheinend signifikant günstigere Ernährungsbedingungen als das kleinere bzw. gleich große, aber 4fach geteilte Schildchen.

Im Versuch mit *Folsomia candida* zeigte sich die gleiche Gesetzmäßigkeit: Die ungeteilten Schildchen boten anscheinend bessere Ernährungsbedingungen, weil die nutritive Effektivität bei gegebenem Anfangsbesatz hier größer war als auf den 9fach geteilten Schildchen.

3.4. Versuche mit mikrobiell verschieden vorbehandeltem Nährsubstrat und mikrobiell unterschiedlich disponierten Versuchstierpopulationen

Versuchsanlage (Rol 197): 3 Varianten (**o** = Filterkartonschildchen in den Versuchsgefäßen zu Versuchsbeginn steril, nicht beimpft, **s** = Schildchen mit Mikroben aus Kulturen mit *Sinella coeca* beimpft, **p** = Schildchen mit Mikroben aus Kulturen mit *Proisotoma minuta* beimpft), 3 Parallelreihen (**Sc** = je 50 Ex. von *Sinella coeca* als Anfangsbesatz, **Pm** = je 50 Ex. von *Proisotoma minuta*, **Sc + Pm** = je 50 Ex. beider Arten als Anfangsbesatz), 10 Parallelen, insgesamt 90 Proben (Anfangsbesatz: Endbesatz = 4500: 49620 Ex.).

Versuche in Bechergläsern (100 ml Vol.) mit Quarzsand als Füllsubstrat und einseitig freistehendem Filterkartonschildchen vom Format 30 × 30 mm (s. TÖRNE 1967). Füllsubstrat wurde mit Nährlösung nach BORTELS (1956) getränkt. Alle Versuchsgefäße zunächst sterilisiert, dann teilweise beimpft (Varianten **s** und **p**). Je 3 ml Suspension unter sterilen Kautelen mit Rekordspritze gleichmäßig auf der freien Oberfläche der Schildchen verteilt. Suspensionen aus Vorkulturen gewonnen, die jeweils 6 Wochen vor Versuchsbeginn in 3facher Wiederholung in gleichartigen Versuchsgefäßen mit einem Anfangsbesatz von je 200 Exemplaren von *Sinella coeca* bzw. *Proisotoma minuta* angesetzt wurden. Versuchstierpopulationen unter sterilen Kautelen in zunächst sterile Gefäße eingesetzt, nach 6wöchiger Inkubation bei etwa 21 °C Tiere mit sterilem Luftstrom abgeblasen. Je 3 Schildchen unter sterilen Kautelen in 300 ml steriler Nährlösung nach BORTELS (1956) zusammen mit Glasperlen 30 min maschinell geschüttelt. Suspension unfiltriert zur Beimpfung verwendet. Beimpfte Versuchsgefäße 7 Tage bei etwa 21 °C inkubiert, dann unbehandelte Tiere unter sterilen Kautelen in Versuchsgefäße eingefüllt. Versuchsdauer bei etwa 21 °C 8 Wochen.

Versuchsanlage (Rol 198): 3 Varianten (**o, s, p,**), 3 Parallelreihen (**Sc, Pm, Sc + Pm**), 10 Parallelen, 90 Proben (Anfangsbesatz: Endbesatz = 4500: 23510).

Versuch mit vorbehandelten Tieren. Populationen zuvor 14 Tage lang auf sterilem, mit wäßriger Streptomyzin-Sulfat-Lösung (12800 ppm) getränktem Sand gehalten. Sonst alles wie bei Rol 197. Versuchsdauer bei etwa 21 °C 8 Wochen.

Ergebnisse (mittlere Besatzdichte):

Tiere unbehandelt (Rol 197)

Variante	Sc	Pm	Diff.	Sc + Pm	Diff.
o	166	393	227++++	309 + 929	620++++
s	185	363	178++++	384 + 106	278++++
p	265	1132	867++++	200 + 530	330++++

Sc	$\bar{x}_s$ 185	$\bar{x}_p$ 265
$\bar{x}_o$ 166	—	+++
$\bar{x}_s$ 185		+++

Sc (+ Pm)	$\bar{x}_o$ 309	$\bar{x}_s$ 384
$\bar{x}_p$ 200	—	++++
$\bar{x}_o$ 309		—

Pm	$\bar{x}_o$ 393	$\bar{x}_p$ 1132
$\bar{x}_s$ 363	—	++++
$\bar{x}_o$ 393		++++

(Sc +) Pm	$\bar{x}_o$ 530	$\bar{x}_p$ 929
$\bar{x}_s$	++++	++++
$\bar{x}_o$ 530		++++

Tiere mit Streptomyzin behandelt (Rol 198)

Variante	Sc	Pm	Diff.	Sc + Pm	Diff.
o	46	65	$\overline{29}$	46 + 31	15
s	140	380	$\overline{240}$++++	94 + 330	$\overline{236}$++++
p	154	709	555++++	62 + 294	232++++

Sc	$\bar{x}_s$ 140	$\bar{x}_p$ 154
$\bar{x}_o$ 46	+++	+++
$\bar{x}_s$ 140		—

Sc (+ Pm)	$\bar{x}_p$ 62	$\bar{x}_s$ 94
$\bar{x}_o$ 46	—	+++
$\bar{x}_p$ 62		+++

Pm	$\bar{x}_s$ 380	$\bar{x}_p$ 709
$\bar{x}_o$ 65	++++	++++
$\bar{x}_s$ 380		++++

(Sc +) Pm	$\bar{x}_p$ 294	$\bar{x}_s$ 330
$\bar{x}_o$ 31	++++	++++
$\bar{x}_p$ 294		—

Die Vermehrungsraten der Populationen von *Proisotoma minuta* waren in der Regel erheblich größer als von *Sinella coeca*. Im Versuch mit unbehandelten ditypischen Populationen zeigte sich eine eindeutige Begünstigung durch die arteigene Mikroflora; bei einem gleichen Versuch mit antibiotisch behandelten Tieren war diese Regel nicht erkennbar. Bei ditypischen Populationen auf anfänglich sterilem Substrat waren die Vermehrungsraten bei *Proisotoma minuta* weit größer als bei *Sinella coeca* (oder in den beiden anderen Varianten). In Versuchen mit monotypischen Populationen wurde nur *Proisotoma minuta* eindeutig durch die arteigene Mikroflora begünstigt. Wie der Vergleich der Versuche mit unbehandelten und antibiotisch behandelten ditypischen Populationen deutlich macht, ist sowohl in Abhängigkeit von dem vorgefundenen Milieu als auch in Abhängigkeit von der mikrobiellen (und vielleicht auch sonstigen) Disposition der Populationen eine variable Konkurrenzfähigkeit zu erwarten. Es wird also von den jeweils gegebenen Umweltsbedingungen abhängen, ob sich monotypische oder oligotypische Aggregationen bilden können und welche Artenkombinationen realisiert werden. Das Mosaik des Tierbesatzes (wie auch der Massenwechsel der Arten) ist jedenfalls nur systemökologisch und nicht zoocoenologisch oder zooökologisch erklärbar.

4. Schlußfolgerungen

4.1. Aussagen über Versuchsanstellung und Ergebnisse

Die Ergebnisse von 7—8wöchigen Kulturversuchen mit verschiedenen mono- bzw. ditypischen Collembolenpopulationen gleicher oder unterschiedlicher Arten lassen folgende Schlußfolgerungen zu: Die Vermehrungsraten der Populationen wurden hauptsächlich von 6 Faktoren bestimmt: (1) Qualität, (2) Konzentration bzw. Dispersion und (3) Quantität des Nährsubstrates; (4) Qualität der von den Tieren auf das mehr oder minder sterile Nährsubstrat übertragenen Mikroflora; (5) Art des Tierbesatzes und (6) Dichte des Anfangsbesatzes.

Jede Variation eines Faktors hat auf die Vermehrungsraten einen entscheidenden Einfluß; das gilt nicht zuletzt auch für die von den Tieren übertragene Mikroflora, die zwar zoogen (durch Nahrungswahl und Darmpassage) geprägt wird, aber doch auch umweltabhängig ist und deshalb ständig in gewissen Grenzen variiert. Versuche mit gleichen Arten führen also (unter sonst gleichen Bedingungen) nur dann zu gleichen Resultaten, wenn die Versuchstierpopulationen mit ihrer intestinalen Mikroflora einer Grundgesamtheit angehört. Die in Zahlen ausgedrückten Vermehrungsraten sind einfachste Parameter für die Erfassung günstiger oder ungünstiger Bedingungen des Massenwechsels; die Unterscheidung von Altersklassen und die Erfassung der Biomasse würden Informationen für eine kritischere Beurteilung der Ergebnisse geliefert haben, wären aber bei dem großen Material zu aufwendig gewesen. Die Experimente mit insgesamt 26500 lebend gezählten Tieren (Anfangsbesatz) und insgesamt 434800 konservierten Tieren als Endbesatz lieferten das bisher umfangreichste, systemökologisch ausgewertete Collembolenmaterial.

Die Arbeitshypothese, nach der detrito- bzw. mikrophytophage Collembolen sich aggregieren, um ihr mikrobielles Milieu besser beherrschen zu können, hat sich als brauchbar erwiesen. Auch der mikrobiogene Einfluß auf die Vermehrungsraten wird durch die Versuchsergebnisse deutlich, denn die zu verschiedenen Zeiten (mit gleichartigen Versuchstierpopulationen) durchgeführten Versuche ließen ganz unterschiedliche Vermehrungsintensi-

täten erkennen und auch Versuche mit mono- und ditypischen Populationen führten bei gleich angelegten Versuchen mit mikrobiell vorbehandeltem Nährsubstrat nicht zu gleichen Resultaten. Die Ursachen für die genannten Abweichungen sind sicher auch in einer unterschiedlichen Disposition der Versuchstierpopulationen zu suchen, vor allem aber sind es mikrobielle Ursachen, die sich z. T. aus der Variation der intestinalen Mikroflora und zu einem vielleicht noch größeren Teil aus den Unwägbarkeiten der nicht oder nur unzureichend unter sterilen Kautelen durchgeführten Versuche ergeben.

Echte Wiederholungen sind nur mit statistisch weitgehend einheitlichem Tier- und Mikrobenmaterial zu erzielen. Diese Voraussetzung ist bei voneinander unabhängigen Versuchen praktisch nie gegeben.

Die dargestellten Versuche und ihre Ergebnisse lassen wesentliche Gesetzmäßigkeiten erkennen, die sich durch phänomenologische Analysen von Proben aus dem Freiland nur mit sehr viel größerem Aufwand ermitteln ließen. Die vereinfachten Bedingungen des Experimentes führten zur Verdeutlichung von wesentlichen Funktionsbeziehungen; sie widerspiegeln selbstverständlich nicht die mannigfach komplizierte und variierte Wirklichkeit der im Freiland ablaufenden Prozesse. Die experimentelle Untersuchung erwies sich aber nicht nur als eine notwendige Ergänzung von im Freiland durchgeführten Struktur- und Prozeßanalysen, sie kann vor allem auch als das wirksamste Mittel zur Prüfung von Hypothesen gelten.

Alle allgemeinen Aussagen über Ökosysteme haben den Charakter von Hypothesen, denn auch die umfassendsten Informationen sind inhaltlich noch immer wesentlich ärmer als die untersuchte Realität. Da induktive Syllogismen nur die Folgerichtigkeit von Aussagen oder Sätzen, nicht aber eine über die Prämissen hinausgehende inhaltliche Erweiterung von Aussagen ermöglichen, können auch die nachfolgenden allgemeinen (generalisierten) Aussagen (Abschn. 4.2.) nur den Charakter von Hypothesen haben.

4.2. Aussagen über zootische Aggregationen als Phagosysteme

Der für Bodentiere schwer- oder unverdauliche (und eiweißarme) Detritus im (oder auf dem) Boden wird während der Rotte hauptsächlich mikrobiogen transformiert. Die mikrobiogen transformierten Substanzen (insbesondere die Mikroben selbst) sind somit nicht nur die wichtigste Ernährungsgrundlage (incl. Vitamine und sonstige Wirkstoffe) der detrito- und mikrophytophagen Tiere, sondern wahrscheinlich auch das substantielle Agens ihres Massenwechsels. Die im Boden allgemein gegebenen Interrelationen zwischen substantiellen, mikrobiellen und zootischen Prozessen erhalten durch zootische Aggregationen ein besonderes Gepräge. Da aber die Aggregationen primär von den abiotischen Gegebenheiten (incl. hygrothermisches Regime) und erst sekundär von zootischen Prozessen geprägt werden, handelt es sich bei diesen raumzeitlich engbegrenzten Beziehungsgefügen nicht einfach um Zoo-Mikrobioten-Komplexe[1]) oder Phagocoenosen, sondern um Phagosysteme.

Bei ausreichender Konzentration des Nährsubstrates bilden vor allem Tiere mit spezifischer Nahrungswahl Aggregationen, aber auch die zufällige Anhäufung von Tieren (z. B. die von Jungtieren aus größeren Gelegen) kann Aggregationen begünstigen. Im allgemeinen werden vagile Tierarten nicht zur Bildung nutritiv bedingter Aggregationen neigen, weil in ihrem Lebensraum mikrobielle Prozesse nur mit relativ geringer Intensität ablaufen.

Die Notwendigkeit zur Aggregation von Tieren ergibt sich (a) aus einer hohen Intensität mikrobieller Prozesse (und relativ geringer Besatzdichte bei funktionell hoher Substratkonzentration); möglicherweise auch (b), wo mikrobielle Prozesse als ausreichende Voraussetzung für die mikrobiogene Transformation der Nahrung nur mit der für die Tiere notwendigen Intensität ablaufen, wenn erst durch die Fraßtätigkeit der Tiere die Substratkonzentration funktionell in ausreichendem Maße erhöht (d. h. der Enzym-Substrat-Komplex aktiviert) wird.

Mono- oder oligotypische Aggregationen erhöhen bei Populationen mit geringem Aktionsradius und Populationen ohne Partnerbeziehungen auch die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung.

Das Nahrungswahlvermögen ist für die Bildung von Aggregationen vor allem deshalb von Bedeutung, weil Tiere die Mikroflora nicht nur selektiv beweiden, sondern auch Keime der besonders bevorzugten Mikroorganismen ausscheiden. Neben den substantiell wirkenden zootischen Ausscheidungen tragen deshalb vor allem die durch Nahrungsaufnahme und Darmpassage begünstigten Keime zur Beherrschung des mikrobiellen Milieus der Tiere bei. Dabei sind Aktinomyceten (vielleicht auch andere Produzenten von Antibiotika, Vitaminen und sonstigen Wirkstoffen) die wichtigsten Elemente der zootisch geprägten Mikroflora. Die interspezifischen Beziehungen zwischen Tierpopulationen sind notwendigerweise Funktionen des Ökosystems.

---

1) Stebaev et al. (1968).

Die Darmflora der detrito- bzw. mikrophytophagen Tiere wird durch die mehr oder minder spezifische Nahrungswahl geprägt, ist aber umweltsabhängig und somit in bezug auf die nutritiven Bedürfnisse der Tiere (oder Populationen) dem Wechsel zwischen Optimum und Pessimum unterworfen. Aggregationen können deshalb nur bestehen, solange die abiotischen und biotischen Bedingungen die zootische Überprägung der mikrobiellen Prozesse ermöglichen. Je spezifischer die Nahrungswahl der Tiere, um so spezifischer ist die zoogene Überprägung der mikrobiellen Prozesse und um so wahrscheinlicher die Bildung von oligotypischen oder monotypischen Aggregationen. Je mehr detrito- bzw. mikrophytophage Arten an einer Aggregation beteiligt sind, um so stabiler ist (unter gegebenen abiotischen und biotischen Bedingungen) ein Phagosystem.

Humi- oder pedophage Tierarten (und Tierarten mit größerem Aktionsradius) bilden keine nutritiv bedingten Aggregationen, weil wegen der zu geringen Konzentration des Nährsubstrates oder der zu geringen Ortsbeständigkeit der Tiere eine lokale zootische Überprägung der mikrobiellen Prozesse nicht möglich ist. Die nutritiv wirksame Konzentration des Nährsubstrates wird sowohl durch die Menge pro Raumeinheit als auch durch die Dispersion (Partikelgröße und deren Verteilung) und die Qualität bestimmt. Zu einer funktionell zunehmend schwächeren Konzentration des Nährsubstrates führt z. B. auch die mit der Rotte zunehmende Strukturentropie. Huminstoffe, aus denen nur relativ wenig wasserlösliche und für Heterotrophe aufnehmbare Mono- bzw. Oligomere enzymatisch abgespalten werden können, bieten deshalb für die Entstehung von Phagosystemen (und möglicherweise deshalb auch für die Systemsteuerung) keine ausreichende substantielle Basis.

Humi- oder Pedophage sind zwar auch auf die mikrobiogene Transformation ihres Nährsubstrates angewiesen (und einige von ihnen, wie manche Lumbriciden-Arten, beeinflussen durch Vergraben von Detritus die Rotteprozesse auch aktiv), sind aber mehr oder weniger Allesfresser. Das Nahrungswahlverhalten der Tiere wird wahrscheinlich von den jeweiligen Umweltbedingungen und möglicherweise auch von der Individualentwicklung bestimmt. Spezifisches Nahrungswahlverhalten muß deshalb nicht bedeuten, daß eine Art nur einem bestimmten Ernährungstyp zugeordnet werden kann.

Die Aggregation von detrito- bzw. mikrophytophagen Bodentieren (mono- bzw. oligotypischen Populationen) ist die für sie erfolgreichste Verhaltensweise (unter kurzfristig wechselnden abiotischen und biotischen Umwelteinflüssen) **über die zur Erhaltung und Fortpflanzung ihrer Art notwendigen Zeiträume hinweg, sich an einem Ort zu behaupten. Diese zoogene Systemsteuerung des Metabolismus ist für die Tiere nur effektiv, wenn die abiotischen und biotischen Umweltbedingungen eine** (im wesentlichen auf der spezifischen Nahrungswahl beruhenden) **zootische Überprägung der mikrobiellen Prozesse zulassen.**

4.3. Aussagen über Phagosysteme als Herde des Metabolismus

Im Bereich zootischer Aggregationen wird der Enzym-Substrat-Komplex durch Tiere wesentlich beeinflußt. Folgende Funktionen der Tiere sind systembestimmend: Die Mikroflora wird elektiv beweidet. Durch die Darmpassage und Defäkation werden bestimmte Elemente der Mikroflora elektiv gefördert. Die zootische Überprägung der mikrobiellen Prozesse beeinflußt das Verhältnis zwischen substratspezifischen Enzymproduzenten und ihren Kommensalen und damit Qualität und Quantität des freien Enzympools.

Durch teilweise und zeitweise Freilegung von Substratoberflächen sowie durch Zerkleinerung von Detritus wird die Konzentration des Substrates funktionell erhöht und damit auch die Effektivität der substratspezifischen Enzyme gesteigert. Die enzymatische Freisetzung von wasserlöslichen und assimilierbaren Mono- bzw, Oligomeren fördert die Lebensprozesse der Enzymproduzenten und damit die weitere Ausschüttung von Enzymen. Als Kommensalen der Enzymproduzenten konkurrieren neben den Tieren vor allem Mikroorganismen um die enzymatisch freigesetzten Nährstoffe. Die mikrobiellen Kommensalen sind z. T. notwendige Wirkstofflieferanten für die Enzymproduzenten (und sicher auch für die Tiere), doch durch Überwucherung der Substratoberflächen schirmen sie diese auch teilweise vor der Einwirkung freier substratspezifischer Enzyme ab.

Durch fortwährende Freilegung und Vergrößerung von Substratoberflächen sowie durch Beeinflussung der mikrobiellen Prozesse werden Tiere in raumzeitlich mehr oder minder eng begrenzten Ökosystemausschnitten zu Aktivatoren des Enzym-Substrat-Komplexes.

5. Zusammenfassung · Summary

Auf Grund des bisherigen Wissensstandes zum Problem und am Beispiel der Ergebnisse von Experimenten mit Collembolen wurden allgemeine systemökologische Hypothesen über nutritiv bedingte zootische Aggregationen und deren Bedeutung für den Stoffumsatz im Boden formuliert: Nutritiv bedingte zootische Aggregationen im Boden sind als ephemere Phagosysteme Teile von vierdimensionalen Ökosystemen. Aggregationen bilden sich auf Grund der spezifischen Nahrungswahl der Tiere. Übereinstimmende Reaktionen auf ein kompliziertes Informationsgefüge führen gleichartige Individuen mit größerer Wahrscheinlichkeit zusammen als ungleichartige. Aggregationen begünstigen auch die generative Fortpflanzung von Arten ohne Partnerbeziehungen. Aggregierte

Tiere prägen ihre mikrobielle Umwelt, solange die abiotischen und biotischen Bedingungen das ermöglichen. Die mikrobiellen Prozesse werden durch Fraß, Ausscheidung von Substanzen und von Mikroben beeinflußt. Insbesondere für mikrophytophage Bodentiere ist die Aggregation die günstigste Verhaltensweise, um sich über längere Zeit an einem Ort gegenüber mikrobiell wechselnden Umwelteinflüssen behaupten und sich vermehren zu können. Durch fortwährende Freilegung bzw. Vergrößerung von Substratoberflächen sowie durch Beeinflussung der mikrobiellen Prozesse werden die Tiere in raumzeitlich mehr oder minder engbegrenzten Ökosystemausschnitten zu Aktivatoren des Enzym-Substrat-Komplexes.

Experimental motivation of a systemecological interpretation of zootic aggregations in the soil

General systemecological hypotheses on nutritive zootic aggregations and their importance for metabolism in soil were based on results of some experiments with Collembola and on the present knowledge about the problem: Nutritive zootic aggregations in soil as ephemeral phagosystems are parts of four-dimensional ecosystems. Aggregations are results of species-specific food preference of animals. Aggregations of individuals of the same species do react conformer in a complex space of environmental informations than individuals of different species; conformity in reactions on environmental informations increases the probability of aggregational processes. Aggregations are favourable for generative reproduction of species without any courtship behaviour. Animals counter their microbial environment as long as the substantial and environmental conditions are favorable for aggregational processes. Metabolic processes are influenced substantial and microbial by aggregated animals mainly by feeding, and defecation. Aggregational behaviour is favourable especially for microphytophage animals, because they may engender sutitable conditions for nutrition and reproduction in localized areas or from time to time counter the changing influence of their microbial environment. At the same time aggregated animals are activators of the enzym-substrat-complex as well by elective influence on microbial processes as by continuous clearing and magnifying the surface of debris.

6. Zitierte Literatur

Anderson, J. M., 1971. Observations on the vertical distribution of Oribatei (Acarina) in two woodland soils. In: IV. Colloquium pedobiologiae. Ann. Zool.-Ecol. anim., I. N. R. A. Publ. 71—7. Paris. 237—272.

—, 1974. The enigma of animal species diversity. In: Vth International Colloquium on Soil Zoology, Praha 1973 (unpubl.).

— and I. N. Healey, 1970. Improvement in the gelatine-embedding technique for woodland soil and litter samples. Pedobiologia **10**, 108—120.

— —, 1972. Seasonal and interspecific variation in major components of the gut contents of some woodland Collembola. J. Anim. Ecol. **41**, 359—368.

Babel, U., 1972. Moderprofile in Wäldern. Hohenheimer Arbeiten Nr. 60. Stuttgart. 120 pp.

Berger, U., 1972. Untersuchung der Intestinalflora von Arthropoden unter besonderer Berücksichtigung von wirkstoffbildenden Mikroorganismen. Diss. Jena (unveröffentl.).

Bödvarsson, H., 1970. Alimentary studies of seven common soil-inhabiting Collembola of southern Sweden. Ent. scand. **1**, 74—80.

—, 1973. Contributions to the knowledge of Swedish forest Collembola. Skogshögskolan (Stockholm) Research Notes Nr. 13, 43 pp.

Bortels, H., 1956. Die Bedeutung einiger Spurenelemente für Cellvibrio- und Cytophaga-Arten. Arch. Mikrobiol. **25**, 226—245.

Bourgeois, F., 1972. Ökologische und biologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Milben und Apterygoten. Diss. Basel (unveröffentl.). 1—62 pp.

Burges, A., 1963. The microbiology of a podzol profile. In: Doeksen, J., and J. van der Drift (Eds.): Soil organisms. Amsterdam. 151—157.

Butcher, J. W., R. Snider and R. J. Snider, 1971. Bioecology of edaphic Collembola and Acarina. Ann. Rev. Ent. **16**, 249—288.

Cassagnau, P., 1961. Écologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les Biocénoses des Collemboles. Paris. 235 pp.

Cristiansen, K., 1964. Bionomics of Collembola. Ann. Rev. Ent. **9**, 147—178.

—, 1967. Competition between collembolan species in culture jars. Rev. Écol. Biol. Sol. **IV**, 3, 439—462.

—, 1970. Experimental studies on the aggregation and dispersion of Collembola. Pedobiologia **10**, 180—198.

Coleman, D. C., 1970. Quantification of fungus — small arthropod food chains in the soil. Oikos **21**, 134—137.

—, 1971. Food webs of small arthropods of a broomsedge field studies with radio-isotope-labelled fungi. In: Phillipson, J. (Ed.): Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow. IBP-Handbook No. 18, XII. Edinburgh. 103—107 pp.

Drift, J. van der, 1974. Microbial activity in litter and pellets and the influence of springtails on it. In: Vth International Colloquium on Soil Zoology, Praha 1973 (unpubl.).

ELLENBERG, H. (Ed.), 1971. Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling Project. In: JACOBS, LANGE, OLSON and WIESNER (Eds.): Ecological studies. Analysis and synthesis. Berlin, Heidelberg, New York **2**, 214 pp.
GISIN, G., 1952. Ökologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. Rev. suisse Zool. **59**, 543–578.
GISIN, H., 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. Rev. suisse Zool. **50**, 131–224.
—, 1947. Sur les Insectes Apterygotes du Parc National suisse. Res. rech. sci. Parc nat. suisse (n. s.) **2**, 77–91.
—, 1949. Exemple du developpement d'une biocenose dans un tas de feuilles en decomposition. Bull. Soc. Ent. Suisse **XXII**, p. 422.
—, 1950. Collembolenfauna Europas. Genève. 312 pp.
—, 1951. Neue Forschungen über Systematik und Ökologie der Collembolen. Naturwissenschaften Jg. 38, p. 549.
—, 1955. Recherches sur la relation entre la faune endogée de Collemboles et les qualités agrologiques de sols viticoles. Rev. suisse Zool. **62**, 601–648.
—, 1963. Synthetische Theorie der Systematik. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **2**, 1–17.
—, 1966. Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique. Z. zool. Syst. Evol.-forsch. **4**, 1/2, 1–12.
GREEN, C. D., 1964. The effect of crowding upon the fecundity of *Folsomia candida* var. (WILLEM) *distincta* (BAGNALL) (Collembola). Ent. exp. appl. Amsterdam. **7**, 62–70.
HEALEY, I. N., and A. RUSSEL-SMITH, 1971. Abundance and feeding preferences of fly larvae in two woodland soils. In: IV. Colloquium pedobiologiae. Ann. Zool.-Ecol. anim., I. N. R. A. Publ. 71–7. Paris. 177–191.
JANETSCHEK, H., 1949. Tierische Successionen auf hochalpinem Neuland. Schlern-Schriften, Innsbruck. 3–214 pp.
JOOSSE, E. N. G., and E. VELTKAMP, 1970. Some aspects of growth moulting and reproduction in five species of surface dwelling Collembola. Netherl. J. Zool. **20**, 315–328.
—, 1970. The formation and biological significance of aggregations in the distribution of Collembola. Netherl. J. Zool. **20**, 299–314.
—, 1971. Ecological aspects of aggregation in Collembola. Rev. Écol. Biol. Sol **VIII**, 91–97.
— and H. A. VERHOEF, 1974. On the aggregational habits of surface dwelling Collembola. Pedobiologia **14**, 1/2, 245–249.
KLEINHEMPEL, D., 1970. Ein Beitrag zur Theorie des Huminstoffzustandes. Thaer. **14**, 3—14.
— 1971. Theoretical aspects of the persistence of organic matter in soils. Pedobiologia **11**, 425—429.
—, H. E. FREYTAG und K. STEINBRENNER, 1971. Grundlagen und Aspekte der Steuerung des Umsatzes organischer Stoffe im Boden. Arch. Bodenfruchtbark. u. Pflanzenprodukt. **15**, 155—176.
KRAAN, C. VAN DER, 1971. Some aspects of field dependent distribution in a population of *Hypogastrura viatica* TULLB. 1872. Rev. Écol. Biol. Sol **VIII**, 99–102.
LENZ, M., 1968. Zur Wirkung von Schimmelpilzen auf verschiedene Tierarten. Teil 1 und 2. Z. angew. Zool., Jg. **55**, 295–374; 384–424.
LOUB, W., und G. HAYBACH, 1967. Jahreszyklische Beobachtungen der Mikroflora und Mikrofauna von Böden im südlichen Wienerwald. Rev. Écol. Biol. Sol **IV**, 59—80.
LUXTON, M., 1972. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. I. Pedobiologia **12**, 434–463.
MACFADYEN, A., 1963. The contribution of the microfauna to total soil metabolism. In: DOEKSEN, J. and J. VAN DER DRIFT (Eds.): Soil organisms. Amsterdam. 3–17.
—, 1968. The animal habitat of soil bacteria. In: GRAY, T. R. G., and D. PARKINSON (Eds.): The ecology of soil bacteria. Liverpool. 66–76.
MCBRAYER, J. F., 1973. Exploitation of deciduous leaf litter by *Apheloria montana* (Diplopoda: Eurydesmidae). Pedobiologia **13**, 90–98.
MIGNOLET, R., 1972. État actuel des connaissances sur les relations entre la Microfaune et la Microflore édaphiques. Rev. Écol. Biol. Sol **IX**, 655–670.
MITCHELL, M. J., 1974. Microrespirometry of Oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) using gas chromatography. In: Vth International Colloquium on Soil Zoology. Praha, Sept. 1973.
MÜLLER, G., 1959. Untersuchungen über das Nahrungswahlvermögen einiger im Ackerboden häufig vorkommender Collembolen und Milben. Zool. Jahrb. **87**, Abt. f. Syst., 231–256.
— und R. BEYER, 1965. Über Wechselbeziehungen zwischen mikroskopischen Bodenpilzen und fungiphagen Bodentieren. Zbl. Bakt. Abt. II, **119**, 133–147.
PALISSA, A., 1967. Über die Wirkung verschiedener Pflanzenstoffe auf Bodentiere. In: GRAFF, O., und J. E. SATCHELL (Eds.): Beiträge zur Bodenbiologie. Braunschweig, Amsterdam. 89–92.
PETERSEN, H., 1971. Collembolernes ernäringsbiologi og dennes ökologiske betydning. Ent. Meddr. **39**, 97–118.
REICHLE, D. E., J. F. MCBRAYER and B. S. AUSMUS, 1974. Ecological energetics of decomposers in a deciduous forest. V. International Colloquium on Soil Zoology, Praha, Sept. 1973 (unpubl.).
SINGH, S. B., 1969. Preliminary observations on the food preference of certain Collembola (Insecta). Rev. Écol. Biol. Sol **VI**, 461–467.

Snider, R. J., 1971. Dietary influence on the growth and fecundity of *Onychiurus justi* (Denis), (Onychiuridae: Collembola). In: IV. Colloquium pedobiologiae. Ann. Zool. Ecol. anim. I. N. R. A. Publ. 71–7. Paris. 225–234.
—, 1973. Laboratory observations on the biology of *Folsomia candida* (Willem) (Collembola, Isotomidae). Rev. Écol. Biol. Sol **10**, 103–124.
Stebaev, I. V., N. N. Naplëkova und V. V. Volkovincer, 1968. Epigäische Zoo-Mikrobionten-Komplexe mit Orthopteren und Tenebrioniden im südöstlichen Altaj-Gebirge und ihre Beziehungen zu bodenbildenden Prozessen. Pedobiologia **8**, 345–386.
Szabó, I., 1974. Microbial communities in a forest-rendzina ecosystem. Budapest. 415 pp.
— and M. Marton, 1966. Problem of absolute and relative specificity of intestinal microfloras based on investigations on *Bibio marci* (Diptera) larvae. Nature **209**, 221–222.
— —, I. Buti, G. Partal, 1966. Intestinal microflora of larvae of St. Mark's fly. I. Acta microbiol. Acad. Sci. hung. **13**, 47 p.
— T. Bártfay and M. Marton, 1967. The role and importance of the larvae of St. Mark's fly in the formation of a rendzina soil. In: Graff, O., und E. Satchell (Hrsg.): Beiträge zur Bodenbiologie. Braunschweig. 475–489.
— M. Marton, L. Ferenczy and I. Buti, 1967a. Intestinal microflora of the larvae of St. Mark's fly. II. Acta microbiol. Acad. Sci. hung. **14**, 239–249.
— — — —, 1967b. Intestinal microflora of the larvae of St. Mark's fly. III. Acta microbiol. Acad. Sci. hung. **14**, 251–260.
— — and I. Buti, 1969. Intestinal microflora of the larvae of St. Mark's fly. IV. Acta microbiol. Acad. Sci. hung. **16**, 381–397.
Thibaud, J. M., 1968. Cycle du tube digestif lors l'intermue chez les Hypogastruridae (Collemboles) épigés et cavernicoles. Rev. Ecol. Biol. Sol **V**, 647–665.
Törne, E. von, 1961. Ökologische Experimente mit Folsomia candida (Collembola). Pedobiologia **1**, 146–149.
Törne, E. von, 1963. Indirekter Nachweis von Elektivwirkungen mineralischer Düngemittel auf die Mikroflora von rottendem Stroh. Zbl. Bakt. Abt. II, **116**, 681–688.
—, 1963. Collembolen als Indikatoren von Rotteprozessen. In: Doeksen, J., and van der Drift (Eds.): Soil organisms. Amsterdam. 322–326.
—, 1964a. Hilfsmittel zum Fang und zur Zählung von kleinen Bodentieren. Pedobiologia **4**, 265 bis 268.
—, 1964b. Versuche zur Charakterisierung organischer Substanzen mit Hilfe von Mikroben- und Tierkulturen. 8. Intern. Congr. Soil Science. Bucharest. **III**, 617–625.
—, 1964c. Beobachtungen von tierischen Sukzessionen während der Rotte von Getreidestroh. Albrecht-Thaer-Archiv 8, 193–213.
—, 1965. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Lebenstätigkeit von Mikroorganismen und Bodentieren auf den Abbau von Zellulose. Pedobiologia **5**, 211–227.
—, 1966. Über den Verlauf der Zelluloserotte unter biotisch verschiedenen Versuchsbedingungen. Pedobiologia **6**, 226–237.
—, 1972. Versuch einer ökologischen Deutung der Aggregation von Collembolen. Proc. XIII. Int. Congr. Ent. (Moscow, 1968) **III**, 407–408.
Usher, M. B., 1969. Some properties of the aggregations of soil arthropods: Collembola. J. Anim. Ecol. **38**, 607–622.
Vail, P., 1965. Colonization of *Hypogastrura manubrialis*, with notes on its biology. Ann. Ent. Soc. Am. **58**, 555–561.
Waldorf, E. S., 1971. The reproductive biology of *Sinella curviseta* (Collembola: Entomobryidae) in laboratory culture. Rev. Écol. Sol **VIII**, 451–463.
Wallwork, J. A., 1974. Calorimetric studies on soil invertebrates and their ecological significance. Vth International Colloquium on Soil Zoology. Praha 1973.
Weber, E., 1971. Grundriß der biologischen Statistik. Vierte Auflage. Jena, 565 S. (1972, 7. Auflage, 706 S.).
With, N. D. de, and E. N. G. Joosse, 1971. The ecological effects of moulting in Collembola. Rev. Écol. Biol. Sol **VIII**, 111–117.
Zachariae, G., 1963. Was leisten Collembolen für den Waldhumus? In: J. Doeksen and J. van der Drift (Eds.): Soil Organisms. Amsterdam. 109–123.
—, 1964. Welche Bedeutung haben Enchytraeen im Waldboden? In: A. Jongerius (Ed.). Soil Microbiology. Amsterdam. pp. 57–68.
—, 1967a. Die Streuzersetzung im Kohlgartengebiet. In: Graff, O., und J. E. Satchell (Eds.): Beiträge zur Bodenbiologie. Braunschweig, Amsterdam. 490–506.
—, 1967b. Der Einsatz mikrobiologischer Methoden bei bodenzoologischen Arbeiten. Geoderma **1**, 175–195.
Zinkler, D., 1971. Carbohydrasen streubewohnender Collembolen und Oribatiden. In: IV. Colloquium pedobiologica. Ann. Zool.-Ecol. anim., I. N. R. A. Publ. 71–7. Paris. 29–334.

Anschrift des Autors: Dr. Ekkehard von Törne, R.-Breitscheid-Straße 48, DDR–13 Eberswalde-Finow 1.